封育年限对岩溶植被组成和土壤肥力修复的影响

陆志成[1], 温远光[2], 周晓果[2*], 朱宏光[2], 李景文[1], 严理[2]
(1.北京林业大学 林学院，北京 100083; 2.广西大学 林学院，广西森林生态与保育重点实验室培育基地，南宁 530004)

摘要：岩溶植被修复是国家重大战略需求，揭示封育年限对岩溶植被组成和土壤肥力修复的影响，可为岩溶植被修复和管理提供理论依据。以空间代替时间的方法，选择不同封育年限的草丛（封育 5 a）、灌丛（15 a）、灌乔林（25 a）、次顶极乔林（35 a）和顶极乔林（55 a）作为研究对象，调查分析不同封育年限岩溶植被组成和土壤肥力的特征及其修复机制。结果表明：研究样地（18 000 m^2）共有维管植物 175 种，隶属 74 科 139 属，不同封育年限群落科属种组成明显不同，以封育 5 a 的最低（6 科 19 属 20 种），封育 35 a 的最高（48 科 74 属 88 种）。随着封育期延长，乔木生活型比例显著增加，灌木为先增后减，草本急剧减少，藤本先增后减。随着进展演替，群落不同层次的优势种替代规律不同，草本层为阳性杂草→阳性禾草→中生性或阴生性蕨类植物的有序性替代;灌木层为灌木种类被乔木幼苗幼树所替代;而乔木层却表现为常绿种类占优势到常绿与落叶树种共优势的结构性替代。封育初期群落物种组成简单，多样性较低，土壤有机质、全氮、有效氮含量较低，进入中期（25 a），多样性升高，土壤养分含量也增高，进入后期（55 a），多样性降低，土壤养分含量也相应下降，但维持在较高水平，表现出较强的协同修复效应。冗余分析（RDA）表明，群落物种组成在封育初期受土壤容重、毛管孔隙度、全钾、速效钾、速效磷的显著影响，而在中后期则受土壤有机质、水分含量、非毛管孔隙度、全氮、有效氮以及碳氮磷化学计量比的显著影响。

关键词：封育年限，群落组成，土壤肥力，修复，岩溶地区
中图分类号：S718.5 **文献标识码：**A **文章编号：**

Effects of exclosure duration on vegetation composition and soil fertility restoration in karst area, Guangxi

LU Zhicheng[1], WEN Yuanguang[2], ZHOU Xiaoguo[2*], ZHU Hongguang[2], LI Jingwen[1], YAN Li[2]
(1. *College of Forestry, Beijing Forestry University*, Beijing 100083, China; 2. *Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Forestry College, Guangxi University*, Nanning 530004, Guangxi, China)

Abstract: Vegetation restoration in karst area is a national strategic need. Revealing the effects of exclosure duration on vegetation composition and soil fertility restoration in karst area can provide theoretical foundations for karst vegetation restoration and management. We investigated the characteristic of vegetation composition and soil fertility, and the underlying mechanisms of restoration under different exclosure duration via space-time substitution method with tussock (exclosure for 5 years), boscage (exclosure for 15 years), shrub and arbor forests (exclosure for 25 years), sub-climax arbor forests (exclosure for 35 years), and climax arbor forests (exclosure for 55 years). The results showed that vascular plants in all the plots (18000 m^2) had 175 species, belonging to 74 families and 139 genera. The composition of families, genera and species were the smallest in the initial stage of exclosure with 6 families, 19 genus and 20 species, respectively, and peaked at the stage of exclosure for 35 years with 48 families, 74 genus and 88 species, respectively. The life-form ratio significantly increased for arbor, increased initially but declined later for shrubs, sharply decreased for herbs, and increased initially but declined later and maintain stable for vines with the prolong of exclosure duration. In the herbaceous layers, the vegetation succession was sequential substitution as follows: sun weeds → sun gramineous plants → mesophily or shade ferns. In shrub layers, shrubs were substituted by arbor seedlings. A structural substitution occured in arbor layers with changing from dominating by evergreen species to co-dominating by evergreen and deciduous species. A synergy restoration effect occurred between vegetation composition and soil fertility. The simple vegetation composition and low diversity

---

基金项目：国家自然科学基金（31860171，31460121），广西重点研发计划项目（2018AB40007）[Supported by National Science Foundation of China (31860171, 31460121); Guangxi Key Research and Development Program (2018AB40007)]。

作者简介：陆志成（1973-），男，广西大新人，硕士，高级工程师，主要从事森林生态学研究，(E-mail) 615975799@qq.com。
[*]**通信作者：**周晓果，博士，副教授，主要从事森林生态学研究，(E-mail)xgzhou2014@126.com。

connected with low content of soil organic matter (SOM), total nitrogen and available nitrogen at the initial exclosure stage (5 a). At the middle stage of exclosure (25 a), high diversity connected with high soil fertility. While, in the later stage of exclosure (55 a), low diversity connected with relative low soil fertility although it maintained at relatively high level. The redundancy analysis indicated that the community species composition was significantly affected by soil bulk density, capillary porosity, total potassium, available phosphorus and available potassium in the initial exclosure period, then by SOM, moisture content, noncapillary porosity, and stoichiometric ratio in the later exclosure period.
Key words: exclosure duration, community composition, soil fertility, restoration, karst area

石漠化是我国西南岩溶地区环境退化的主要标志（Jiang et al., 2014；袁道先，2005），成为该地区生态环境问题之首、灾害之源、贫困之因、落后之根（周光辉等，2015），一直以来都是党和政府十分关注的重大生态问题（袁道先，2005；周光辉等，2015），加快岩溶地区的植被修复成为国家重大战略需求。然而，对石漠化生态系统是实施自然恢复还是人工修复，充分理解和正确认识封山育林过程中植物多样性与土壤肥力的特征及协同修复关系非常重要。常绿落叶阔叶混交林是岩溶山地的原生性类型，曾广泛分布于广西岩溶山地（李治基，2001；李先琨等，2003；王献溥等，2015）。历史上，由于广西岩溶山区长期采用刀耕火种的生产方式，使此类森林被破坏殆尽（Jiang et al., 2014；李治基，2001）。新中国成立后，岩溶地区逐渐废除了刀耕火种这一落后的生产方式，并实施封山育林，使这类森林又逐渐得到恢复（Jiang et al., 2014；曾馥平等，2007）。植物是土壤肥力形成过程中最活跃的因素，起着主导作用。植被的演替造成了土壤性质的改变，而土壤性质的改变反过来又加速植被的进展演替（李恩香，2002）。目前有关岩溶区封育植被演替研究多专注于群落物种组成（宋同清等，2008；刘玉国等，2011；温远光等，2013）、演替方向（司彬等，2009；温远光等，2013）、影响因素（盛茂银等，2015；李瑞等，2016）和恢复评价（曾馥平等，2007；刘丛强等，2009）等，而针对不同岩溶封育区植被进展演替过程中群落植物多样性和土壤肥力特征及其协同修复关系的研究十分有限（Zhang et al., 2015；盛茂银等，2013，2015）。本研究采用时空替代法（彭少麟等，1999），以广西典型岩溶地区不同封育年限植被进展演替序列：草丛（5 a）、灌丛（15 a）、灌乔林（25 a）、次顶极乔林（35 a）和顶极乔林（55 a）为研究对象，探究封山育林和植被进展演替过程中植物群落组成与土壤肥力的特征及其协同修复效应，为广西乃至中国西南岩溶地区植被修复和生态重建提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 研究区及植被概况

研究区域位于广西壮族自治区南宁市马山县，地处107°41′—108°29′E，23°24′—24°2′N之间，总面积2 364 km^2。境内岩溶地貌发育，是国家石漠化治理的重点县之一（邓必玉等，2012；温远光等，2013）。地处低纬，属南亚热带季风型气候。年均气温21.3 ℃，最高温度38.9℃，最低温度-0.7℃；年均降雨量1 667.1 mm，雨量充沛，但分布不均，干湿季分明。在对该岩溶地区进行全面踏查和明确封育年限的基础上，选择草丛（5 a）、灌丛（15 a）、灌乔林（25 a）、次顶极乔林（35 a）和顶极乔林（55 a）5个不同封育年限并保持进展演替的典型地段开展研究。这些不同封育期的植被具有相似的气候、海拔、母岩和地形，各阶段的环境概况见表1。

表 1 不同封育年限植被群落的环境概况

Table 1 Basic situation of environment in different exclosure duration in Mashan County

封育年限 Exclosure duration (a)	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Elevation (m)	坡度 Slope (°)	坡向 Aspect	样地数 Number of plots
5	108°06′47″ E	23°43′56″ N	204	35	WN	9
15	108°18′23″ E	23°36′28″ N	273	40	N	9
25	108°14′44″ E	23°39′29″ N	263	39	N	9
35	108°13′55″ E	23°39′41″ N	280	35	WN	9
55	108°15′20″ E	23°37′12″ N	261	28	S	9

1.2 样地设置和群落调查

从上述5个不同封育期的典型区域中各选择1个代表性地段，分别建立9个面积为 20 m×20 m的样方，共45个样方。将每个样方细分成4个10 m×10 m的小型样方，调查每个胸径≥2 cm的个体，记录树种名称、胸径、树高、盖度等；在每个小型样方左上角设置1个2 m×2 m的微型样方，调查灌木、草本的种类、数量、高度、盖度等。

1.3 土壤理化性质的调查和测定

采用环刀法测定土壤容重、孔隙度等物理性状，采用烘干法测定土壤含水量。取 10 g 风干土样与去离子水（土：水=1：2.5，w/v）充分混匀，待土壤溶液澄清后，取上清液，用 pH 计（Starter2100, Ohaus, USA）测定土壤 pH 值。土壤有机碳含量采用重铬酸钾外加热法测定，全氮采用凯氏定氮法在全自动凯氏定氮仪（Kjeltec 8420, Foss, Dánsko）上测定，全磷采用氢氧化钠碱熔-钼锑抗比色法测定，全钾采用氢氧化钠碱熔-火焰光度计法测定，速效磷用钼锑抗比色法测定，速效钾以乙酸铵浸提-火焰光度计法测定，交换性钙和交换性镁以原子吸收分光光度法测定（鲍士旦，2000）。有效氮含量为铵态氮和硝态氮含量之和，铵态氮、硝态氮经 2 mol·L^{-1}KCL 溶液提取后在连续流动分析仪（SEAL AA3, Norderstedt, Germany）测定。

1.4 数据处理及统计分析方法

采用单因素方差分析（one-way ANOVA）检验不同封育年限群落组成和土壤理化性质的差异显著性，采用 LSD 法进行多重比较。采用冗余度分析（redundancy analysis，RDA）检验不同封育年限群落物种组成的差异性及其与土壤肥力的关联性。以上分析均采用 R 3.5.1 软件完成，绘图由 SigmaPlot10.0 软件完成。

2 结果与分析

2.1 不同封育年限群落的物种组成特征

2.1.1科属种组成

据对 18 000 m^2 调查样地（45 个 400 m^2）的统计，共有维管植物 175 种，隶属 74 科 139 属（表 2）。不同封育年限群落科属种组成不同。在封育 5 a 时，群落植物科属种组成较简单，其科、属和种数分别占样地总和的 8.11%、13.67%和 11.43%；随着进展演替，科属种比例逐渐增加，到封育 35 a 时，群落的科属种组成达到峰值，其科、属和种的比例均超过样地总和的一半以上，分别是 64.863%、53.24%和 50.29%；之后，随着演替的进一步发展，群落的科属种数量有所减少（表 2）。

2.1.2 生活型组成

随着封育年限的延长，植物生活型组成由草本向乔木方向发展。封育初期（5 a、15 a），草本植物生活型占明显优势，并以 15 a 封育期的最高，之后明显减少；灌木和乔木生活型相似，种类随进展演替持续增加，到封育期为 35 a 时，达到最高，之后有所下降；藤本植物生活型组成呈波浪式变化（表 3）。从群落生活型谱分析，随着进展演替，乔木的生活型比例显著增加，灌木先增后减，草本急剧减少，而藤本先增后减，并保持相对稳定（图 1）。

表 2 不同封育年限群落植物的科属种组成

Table 2 Plant family, genus and species composition in different exclosure duration

封育年限 Exclosure duration （a）	科 Family		属 Genus		种 Species	
	数量 Number	比例 Proportion （%）	数量 Number	比例 Proportion （%）	数量 Number	比例 Proportion （%）
5	6	8.11	19	13.67	20	11.43
15	28	37.84	47	33.81	49	28.00
25	25	33.78	31	22.30	34	19.43
35	48	64.86	74	53.24	88	50.29
55	32	43.24	45	32.37	56	32.00
合计 Total	74	100.00	139	100.00	175	100.00

注：各封育年限为 3 600 m^2 样地统计结果；合计为 18 000 m^2 样地统计结果。
Note: Numbers of plant family, genus and species in each exclosure duration stage is the total numbers in all the plots in each stage with 3 600 m^2. Total numbers of plant family, genus and species is the total numbers in all the plots with 18 000 m^2.

表 3 不同封育年限群落的生活型组成
Table 3 Plant life form composition in different exclosure duration

封育年限 Exclosure duration （a）	乔木 Arbor	灌木 Shrub	草本 Herb	藤本 Liana
5	1	2	16	2
15	3	11	21	14
25	13	10	6	5
35	40	18	13	17
55	31	8	5	12

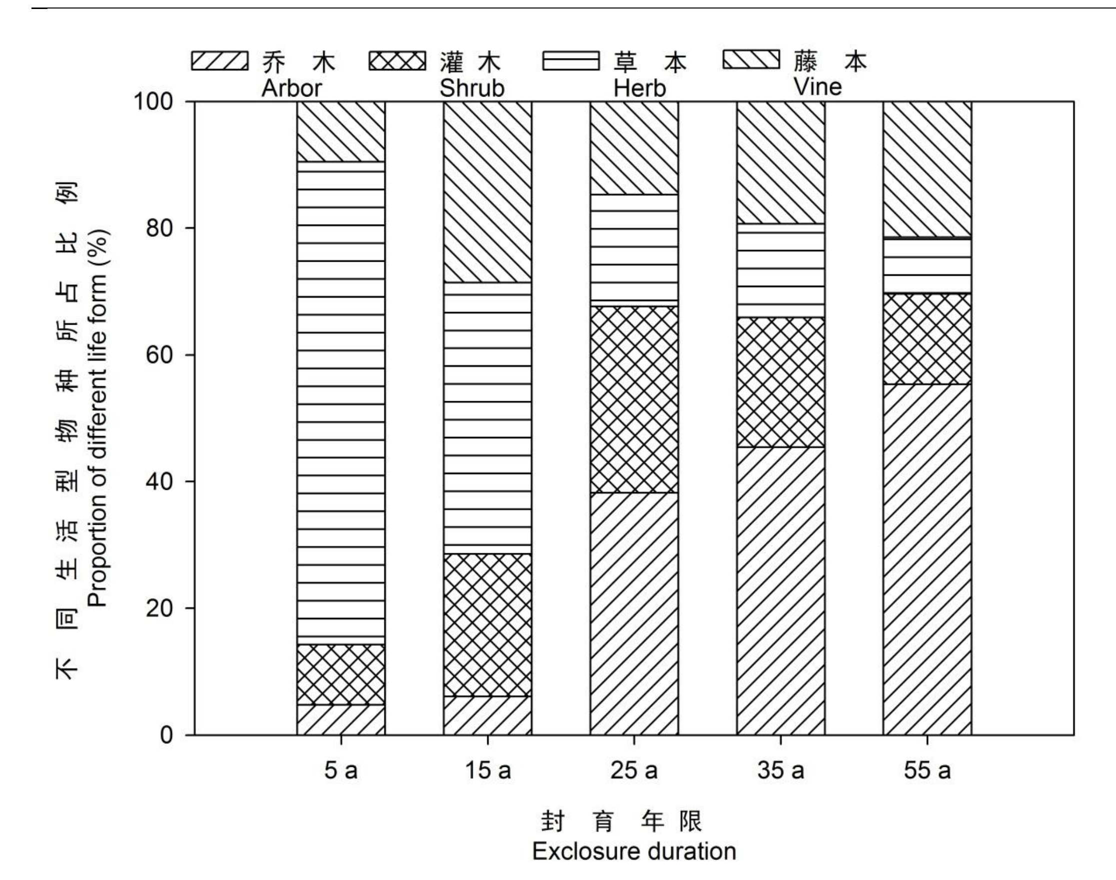


图 1 不同封育年限群落植物生活型谱

Fig.1 Plant life form spectrum in different exclosure duration

2.1.3 群落不同层次的优势种

不同封育年限群落草本层的优势种存在明显的替代性。表 4 显示，在封育 5 a 时，群落草本层有植物 16 种，以兰香草占绝对优势（重要值 128.55），重要值居前 5 位的还有青蒿、胜红蓟、小飞蓬和荩草（表 4）。封育 15 a 时，草本层植物增加，出现 21 种，优势种发生变化，分别为荩草（95.45）、蔓生莠竹（66.12）、弓果黍（31.06）、白茅（22.01）和苦荬菜（20.45）。封育年限延长至 25 a 时，草本层种类组成显著减少，只有 6 个物种，分别是棕叶芦（172.49）、薄叶卷柏（66.12）、白茅（32.12）、扇叶铁线蕨（12.29）和紫竹梅（8.94）等。封育 35 a 时，草本植物种类又明显回升，有 12 种，但优势种明显被替代，重要值居前 5 的是井栏边草（92.02）、薄叶卷柏（86.26）、灰绿耳蕨（32.98）、掌叶叉蕨（21.58）和崖姜(19.15)。封育 55 a 时，草本层的种类又大幅减少，仅存 4 种，分别是团叶鳞始蕨(90.95)、斜羽凤尾蕨（87.62）、灰绿耳蕨（64.76）和井栏边草（56.67）（表 4）。这表明，随着进展演替，群落草本层优势种逐渐由阳性杂草、禾草转变为中生性和阴生性蕨类植物。

表 4 不同封育年限草本层植物优势种（重要值居前 5 的种类）

Table 4 Dominant species of herb layer in communities in different exclosure duration (The five most important species)

种名 Species	5 a 重要值 IV	15 a 重要值 IV	25 a 重要值 IV	35 a 重要值 IV	55 a 重要值 IV
兰香草 *Caryopteris incana*	128.55	-	-	-	-
青蒿 *Artemisia caruifolia*	41.22	-	-	-	-
胜红蓟 *Ageratum conyzoides*	33.51	-	-	-	-
小飞蓬 *Erigeron canadensis*	17.78	-	-	-	-
荩草 *Arthraxon hispidus*	17.70	95.45	-	-	-
弓果黍 *Cyrtococcum patens*	-	31.06	-	-	-
扇叶铁线蕨 *Adiantum flabellulatum*	-	-	12.29	-	-
蔓生莠竹 *Microstegium fasciculatum*	-	62.84	-	-	-
苦荬菜 *Sonchus oleraceus*	-	20.45	-	-	-
白茅 *Imperata cylindrica*	-	22.01	32.12	-	-
薄叶卷柏 *Selaginella delicatula*	-	-	66.12	86.26	-
团叶鳞始蕨 *Lindsaea orbiculata var. orbiculata*	-	-	-	-	90.95
崖姜 *Pseudodrynaria coronans*	-	-	-	19.15	-
紫竹梅 *Tradescantia pallida*	-	-	8.94	-	-
棕叶芦 *Thysanolaena latifolia*	-	-	172.49	-	-
灰绿耳蕨 *Polystichum anomalum*	-	-	-	32.98	64.76
江南星蕨 *Microsorum fortunei*	-	-	-	-	-

井栏边草 *Pteris multifida*	-	-	-	92.02	56.67
掌状叉蕨 *Tectaria subpedata*	-	-	-	21.58	-
斜羽凤尾蕨 *Pteris oshimensis*	-	-	-	-	87.62
合计 Total	238.76	231.81	291.96	251.99	300.00

随着封育年限的延长，灌木层的优势种也发生明显改变（表 5）。由表 5 可以看出，在封育 5 a 时，群落的灌木层缺失，群落中散生着为数不多的灌木或藤本植物种类，仅 4 种，246 个个体（36 个 4 m^2 样方统计，下同），高度在 20~30 cm 左右，以黄荆的个体数较多，重要值为 238.12，其次是蔓草虫豆，重要值 40.36，其余 2 种是鹿霍和山麻杆，只有 1~2 个个体，重要值分别是 8.50 和 13.01。封育 15 a，群落灌木层形成，植物种类增至 27 种，以黄荆占绝对优势（126.65），重要值居前 5 的还有雀梅藤、红背山麻杆、花椒和地桃花，重要值分别是 29.66、23.37、12.91 和 11.54。封育 25 a，乔木层林冠形成，灌木层的物种数下降而多度增加，出现植物 20 种，多度 3638 株，优势种为矮棕竹（144.00）、龙须藤（35.51）、美丽胡枝子（20.85）、铁榄（14.33）和青冈栎（12.61）。封育 35a 时，灌木层的物种数明显增加，而多度显著减少，出现 59 种，个体数下降到 992 株，优势种是青冈栎、龙须藤、网脉酸藤子、九节、假鹰爪。封育 55 a，种类开始下降而个体数进一步减少，物种数降至 28 种，个体数仅为 382 株，优势种为西南红山茶（76.06）、青冈栎（51.26）、海红豆（37.72）、假鹰爪（29.30）和九节（15.84）（表 5）。由此可见，随着进展演替，灌木层优势种逐渐被乔木幼树幼苗所替代。

表 5 不同封育年限灌木层植物优势种（重要值居前 5 的种类）

Table 5 Dominant species of shrub layer in communities in different exclosure duration (The five most important species)

种名 Species	5 a 重要值 IV	15 a 重要值 IV	25 a 重要值 IV	35 a 重要值 IV	55 a 重要值 IV
黄荆 *Vitex negundo*	238.12	126.65	-	-	-
鹿霍 *Rhynchosia volubilis*	8.50	-	-	-	-
蔓草虫豆 *Cajanus scarabaeoides*	40.36	-	-	-	-
山麻杆 *Alchornea davidii*	13.01	-	-	-	-
地桃花 *Urena lobata*	-	11.54	-	-	-
红背山麻杆 *Alchornea trewioides*	-	23.37	-	-	-
花椒 *Zanthoxylum bungeanum*	-	12.91	-	-	-
龙须藤 *Bauhinia championii*	-	-	35.51	22.37	-
雀梅 *Sageretia thea*	-	29.66	-	-	-
矮棕竹 *Rhapis humilis*	-	-	144.00	-	-
美丽胡枝子 *Lespedeza formosa*	-	-	20.85	-	-
青冈栎 *Cyclobalanopsis glauca*	-	-	12.61	29.74	51.26
铁榄 *Sinosideroxylon pedunculatum*	-	-	14.33	-	-
海红豆 *Adenanthera microsperma*	-	-	-	-	37.72
假鹰爪 *Desmos chinensis*	-	-	-	16.79	29.30
九节 *Psychotria asiatica*	-	-	-	17.81	15.84
网脉酸藤子 *Embelia rudis*	-	-	-	18.79	-
西南红山茶 *Camellia Pitardii*	-	-	-	-	76.06

合计 Total	300.00	204.13	227.30	105.50	210.18

在封育 25 a 后，群落乔木层形成，在 9 个 20 m×20 m 的样地内，出现的物种为 16 种，重要值在前 5 的物种是青冈栎(128.53)、光叶海桐(42.85)、小果化香(31.07)、清香木(22.64)和铁榄(19.84)，形成灌、乔树种共为优势的灌乔林，密度极高，达 2245 株(6236 株▪ hm^{-2})。封育 35 a，乔木层的物种数量显著增加，达 36 种，重要值居前 5 的是青冈栎（92.24）、苦木（32.71）、海红豆（21.42）、乌材（19.45）和仪花（17.66），形成次顶极乔林。封育 55 a，乔木层的物种组成明显减少，只有 30 种，优势种为青冈栎（88.44）、海红豆（55.44）、南酸枣（47.77）、润楠（14.03）和仪花（11.94），形成与当地原生性森林（王献溥等，2015）相近的顶极乔林（表 6）。随着进展演替，乔木层优势种是由常绿阔叶树种占绝对优势转变为常绿与落叶阔叶树种为共优势的混交林。

2.2 不同封育年限群落的土壤肥力特征

2.2.1 土壤物理性质

由表 7 可以看出，不同封育年限群落的土壤含水量存在显著差异，其中 25 a 和 35 a 封育期的土壤含水量显著高于 5 a 封育期($P<0.05$)，与 15 a 和 55 a 封育期差异不显著($P>0.05$)。不同封育期群落的土壤容重存在显著差异，其中封育初期（5 a）的土壤容重显著高于其它封育期，封育 25 a 显著低于其它封育期（$P<0.05$），封育 15 a、35 a 和 55 a 之间差异不显著（$P>0.05$）。封育 15 a 的土壤毛管孔隙度显著高于 25 a、35 a 和 55 a（$P<0.05$），与封育 5 a 差异不显著($P>0.05$)。非毛管孔隙度为封育 35 a 显著高于封育 5 a、15 a 和 55 a($P<0.05$)，封育 5 a 显著低于其它封育期（$P<0.05$）。总孔隙度为封育 15 a 显著高于封育 5 a 和 55 a（$P<0.05$），与封育 25 a、35 a 差异不显著（$P>0.05$）（表 7）。

表 6 不同封育年限群落乔木层优势种（重要值居前 5 的种类）

Table 6 Dominant species of arbor layer of communities in different exclosure duration (The five most important species)

种名 Species	25 a 重要值 IV	35 a 重要值 IV	55 a 重要值 IV
青冈栎 *Cyclobalanopsis glauca*	128.53	92.24	88.44
光叶海桐 *Pittosporum glabratum*	42.85	-	-
小果化香 *Platycarya strobilacea*	31.07	-	-
清香木 *Pistacia weinmannifolia*	22.64	-	-
铁榄 *Sinosideroxylon pedunculatum*	19.84	-	-
海红豆 *Adenanthera microsperma*	-	21.24	55.44
润楠 *Machilus nanmu*	-	-	14.03
苦木 *Picrasma quassioides*	-	32.71	-
乌材 *Diospyros eriantha*	-	19.45	-
仪花 *Lysidice rhodostegia*	-	17.66	11.94
南酸枣 *Choerospondias axillaris*	-	-	47.77
合计 Total	244.93	183.30	217.62

表 7 不同封育年限群落的土壤物理性质

Table 7 Soil physical properties of the communities in different exclosure duration

封育年限 Exclosure duration (a)	土壤水分含量 Soil moisture content (%)	土壤容重 Soil bulk density (g ·cm^{-3})	毛管孔隙度 Soil capillary porosity (%)	非毛管孔隙度 Non-capillary porosity (%)	总孔隙度 Total porosity (%)
5	28.15±3.94 a	1.05±0.11 c	53.49±6.32 ab	15.77±2.04 a	69.26±6.39 a

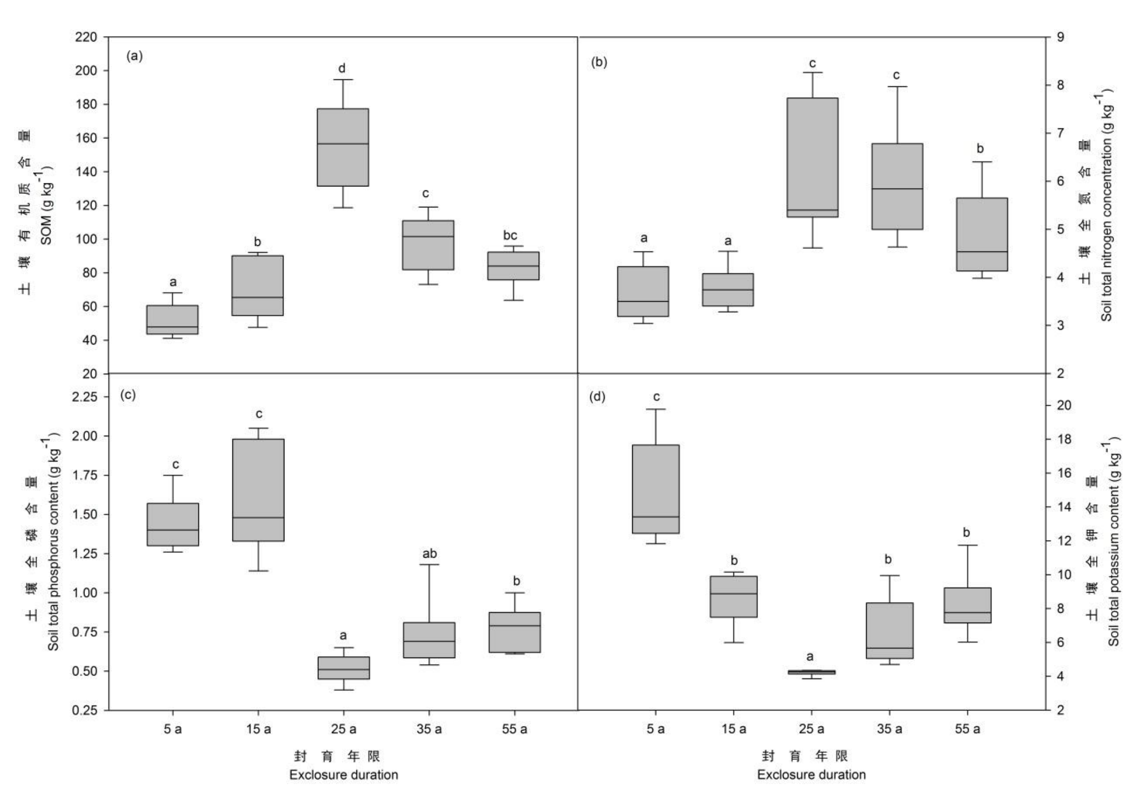
15	32.16±1.74 ab	0.89±0.08 b	57.64±6.59 b	20.99±5.20 b	78.62±4.05 b
25	32.57±5.25 b	0.71±0.15 a	48.74±6.06 a	22.99±4.77 bc	71.73±8.28 ab
35	32.47±2.02 b	0.87±0.07 b	47.29±7.10 a	26.10±4.21 c	73.39±8.93 ab
55	30.91±5.15 ab	0.93±0.09 b	47.55±5.82 a	19.73±4.90 b	67.28±6.54 a

注：数据=平均值±标准误差，*n*=9。不同小写字母表示不同处理间差异差异。

Note：Value= $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$; *n* = 9. Different lowercase indicate significant difference among treatments.

2.2.2 土壤化学性质

由图 2 可知，封育初期（5 a）的土壤有机质显著低于其它封育期（*P*<0.05），而封育中期（25 a）的土壤有机质则显著高于其它封育期（*P*<0.05）；封育 35 a 显著高于封育初期（5 a、15 a）（*P*<0.05），与封育后期（55 a）差异不显著（*P*>0.05）（图 2：a）；封育中后期（25 a、35 a、55 a）的土壤全氮含量显著高于封育初期（5 a、15 a），封育中期（25 a、35 a）显著高于封育后期（55 a）（*P*<0.05）（图 2：b）；封育初期（5 a、15 a）的土壤全磷含量显著高于其它封育期，封育后期（55 a）显著高于 25 a 封育期（*P*<0.05），与 35 a 封育期差异不显著（*P*>0.05）（图 2：c）；土壤全钾为封育初期（5 a）的最高，中期（25 a）的最低，方差分析表明封育初期（5 a）显著高于其它封育期，而中期（25 a）显著低于其它封育期（*P*<0.05），封育 15 a、35 a、55 a 之间差异不显著（*P*>0.05）（图 2：d）。



注：不同小写字母表示不同处理间差异差异。下同。

Note: Different lowercase indicate significant difference among treatments. The same below.

图 2 不同封育年限群落的土壤全量养分

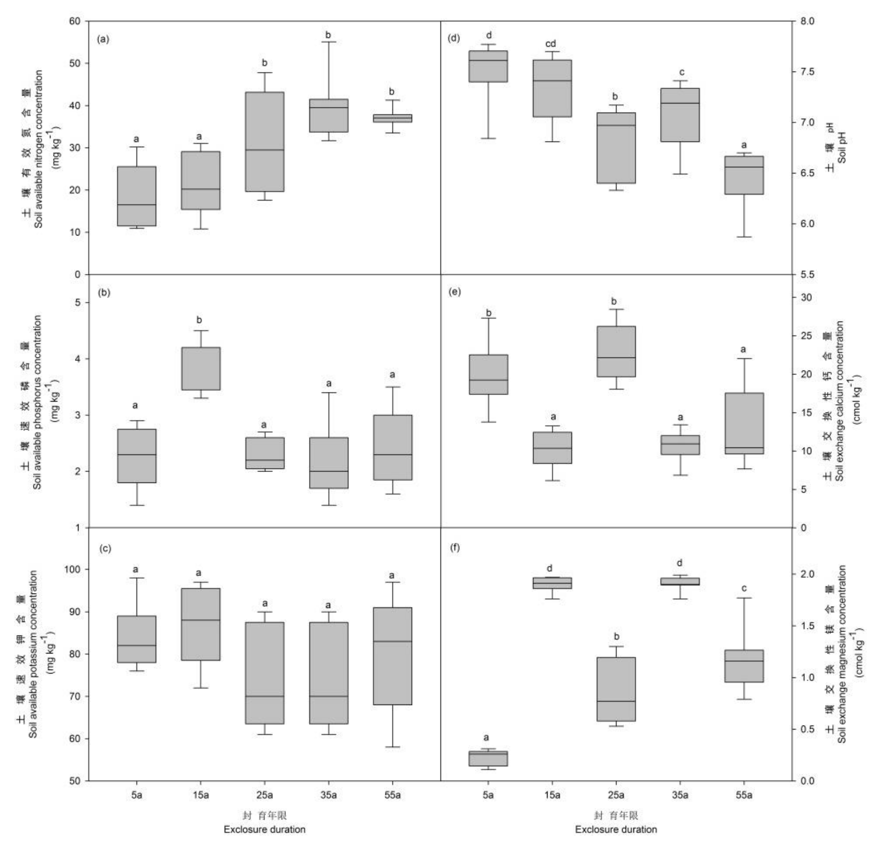
Fig. 2 Soil total nutrients of communities in different exclosure duration

研究表明，随着封育期的延长，土壤 pH 值持续降低，在 5 a 封育期为 7.51±0.28，到 55 a 时降为 6.45±0.27。方差分析表明，5 a 封育期群落土壤的 pH 显著高于 25 a、35 a 和 55 a 封育期（*P*<0.05），与 15 a 封育期的差异不显著（*P*>0.05）；15 a 封育期显著高于 25 a 和 55 a 封育期，25 a 显著高于 55 a，35 a 显著高于 25 a 和 55 a（*P*<0.05）（图 3：d）。土壤有效氮的变化在 18.44±7.29 ~ 37.09±2.09 g·kg^{-1} 之间，随群落的进展演替而增加，至 35 a 时达到最高，之后，稍有下降；方差分析表明，封育初期（5 a、15 a）群落的土壤有效氮含量显著低于演替中后期（25 a、35 a 和 55 a）（*P*<0.05），中期与后期差异不显著（*P*>0.05）（图 3：a）。除了封育 15 a 的土壤速效磷含量显著高于其它封育期外（*P*<0.05），其余封育期之间差异不显著（*P*>0.05）（图 3：b）。各封育期群落的土壤速效钾差异不显著（*P*>0.05）（图

3：c），交换性钙、交换性镁随群落进展演替的变化规律明显不同，总体上，前者表现为递减趋势，后者为递增趋势（图 3：e、f）。

2.3 不同封育年限群落物种组成与土壤肥力修复的协同效应

不同封育年限群落物种组成发生了显著变化。冗余度分析表明，17 个土壤因子对群落物种分布的解释量为 72.02%，第一、二主成分轴的解释量分别为 36.80%、14.90%（图 4）。第一主成分轴能将封育 5 a 和 15 a 的群落区分开，第二主成分轴则能将封育中后期的 25 a、35 a、55 a 与初期的 5 a、15 a 区分开，而封育 25 a、35 a、55 a 的群落物种组成则较为相似。经蒙特卡洛检验，17 个土壤因子均与群落物种组成变异显著相关（表 8），其中，全钾、土壤容重对物种组成差异的解释量分别为 69.5%、30.4%，显著影响封育 5 a 群落的物种组成（P=0.001）。速效磷显著影响封育 15 a 群落的物种组成，而有机质、全氮、有效氮、碳氮磷化学剂量比、非毛管孔隙度则显著影响不同封育阶段群落的物种组成。表明随着群落的进展演替植物物种组成与土壤主要肥力指标存在明显的协同修复效应。



注：图中土壤因子简写的全称见表 8。

Note: The full names of the abbreviation of soil nutrient variables are the same as that in Table 8.

图 3 不同封育年限群落的土壤有效养分和 pH

Fig. 3 Soil available nutrient and pH of communities in different exclosure duration

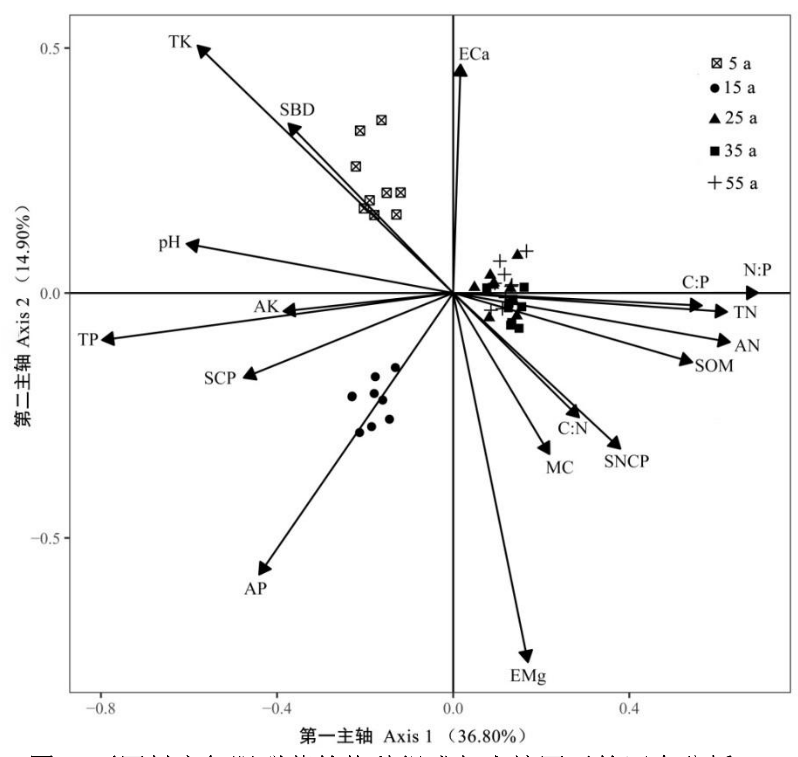


图 4 不同封育年限群落的物种组成与土壤因子的冗余分析

Fig.4 Redundancy analysis of community species composition and soil variables in different exclosure duration

表 8 不同封育年限群落土壤因子与排序轴的相关性

Table 8 The correlation of soil variables and ordinate axes in different exclosure duration

土壤因子 Soil variables		RDA1	RDA2	r^2	P
有机质	SOM	0.970	-0.243	0.376	**0.001**
全氮	TN	0.998	-0.064	0.465	**0.001**
全磷	TP	-0.994	-0.107	0.770	**0.001**
全钾	TK	-0.773	0.634	0.695	**0.001**
碳氮比	C：N	0.767	-0.642	0.171	**0.022**
碳磷比	C：P	0.999	-0.049	0.383	**0.001**
氮磷比	N：P	1.000	-0.005	0.574	**0.001**
pH	pH	-0.987	0.160	0.451	**0.001**
有效氮	AN	0.988	-0.154	0.485	**0.001**
速效磷	AP	-0.630	-0.776	0.601	**0.001**
速效钾	AK	-0.996	-0.085	0.179	**0.024**
交换性钙	ECa	0.032	0.999	0.245	**0.002**
交换性镁	EMg	0.238	-0.971	0.676	**0.001**
土壤含水率	MC	0.579	-0.816	0.180	**0.011**
土壤容重	SBD	-0.754	0.657	0.304	**0.002**
毛管孔隙度	SCP	-0.948	-0.319	0.303	**0.001**
非毛管孔隙度	SNCP	0.785	-0.620	0.288	**0.002**

3 讨论

群落演替是一个植物群落为另一个植物群落所取代的过程（彭少麟，2003）。喻理飞等（1998）认为，岩溶植被的恢复过程是复杂的和多途径的，进入后期乔林阶段，人为干扰减少，群落表现为优势种的有序替代。肖志等（2014）对岩溶区草丛、灌丛、灌木林、乔灌林、乔林和顶极乔林的研究表明，群落在各个演替阶段主要表现为建群层之间的替代，其它层次

亦随着建群层的变化发生相应变化，总体替代规律表现为先锋种→次先锋种→过渡种→次顶极种→顶极种的有序替代。本研究表明，在岩溶植被的封育过程中，群落的优势种替代因层次而异。草本层优势种由封育初期以阳性杂草（含入侵植物）到封育中期为阳性禾草再过渡到封育后期以中生性和阴生性蕨类植物为优势的有序性替代；灌木层由封育初期以灌木为主逐渐过渡到中后期以乔木幼苗幼树为主的递进性替代；乔木层优势种主要为以常绿阔叶树占绝对优势到常绿与落叶阔叶树种形成共优势的结构性替代，进而形成岩溶山地特有的常绿落叶阔叶混交林。本研究证明，在南亚热带湿润条件下，封山育林增进岩溶植被组成和结构的根本性修复，封育 5 a 可形成草丛，封育 15 a 可修复为灌丛，封育 25 a 形成灌乔林，封育 35 a 形成次顶极森林，封育 55 a 可恢复为顶极森林。由此可见，在南亚热带湿润区域，只要停止人为活动的干扰，应用自然力修复岩溶植被是完全可行的。

本研究表明，封山育林增进土壤肥力的改善。随着封育期的延长，土壤水分含量、毛管孔隙度、非毛管孔隙度逐渐增加，到封育中后期达到最高，之后又缓慢下降；而土壤容重却相反，在封育初期较高，之后逐渐降低，到中后期阶段达到最低，之后又有所增加。封育初期土壤有机质、全氮、有效氮均显著低于其它封育期，封育中期显著高于其它封育期；而土壤全磷则相反，演替初期显著高于演替中后期，与盛茂银等（2013）、李瑞等（2016）、吴鹏（2017）、温培才等（2018）的相关研究结论一致。已有研究表明，在滇东喀斯特植被自然恢复演替过程中，土壤容重从草灌阶段开始降低，到麻栎和高山栎林阶段降到最低，在高山栎林阶段有所回升（司彬等，2009）。在整个演替过程中，土壤中有机质、全氮和速效养分含量均从草灌阶段开始增加，到高山栎林阶段达到最大（司彬等，2009）。吴鹏（2017）的研究发现，在草丛、灌丛、乔灌林和顶极乔林的演替序列中，土壤有机碳、全氮、全磷均以草丛的最低，顶极乔林的最高，土壤全钾则以乔灌林的最高。因此，岩溶植被封育过程是土壤养分的不断积累、物理性质不断改善的过程，有利于加速植被的修复。

土壤肥力与植被协同演变的机理研究是当今国际土壤学和生态学研究的热点（Van der Putten et al., 2013；Herrera & Lebeis，2016；Revillini et al., 2016）。最近的研究表明，植物—土壤反馈系统决定着陆地生态系统中植物群落的结构和营养循环，植物群落通过影响凋落物分解过程改变土壤中营养库的大小，反过来，土壤影响植物群落，从而形成植物—土壤反馈系统（Revillini et al., 2016）。研究表明，岩溶地区植被群落的物种组成、多样性与土壤基本肥力呈紧密的正相关关系（司彬等，2009；李瑞等，2016）。本研究表明，封山育林增进群落物种组成与土壤肥力（碳、氮、磷）的协同修复。在本研究中，除了土壤全磷和全钾外，封育初期群落物种简单，多样性低，土壤有机质、全氮、有效氮较低，进入演替中期，群落组成变得复杂多样，多样性升高，上述土壤养分的含量也增高，进入演替后期，群落组成和多样性降低，上述土壤养分的含量也相应下降，冗余度分析也表明群落物种组成与土壤肥力指标显著相关。杜虎等（2013）的研究表明，岩溶地区碳酸盐岩风化过程中生成的次生矿物源源不断地释放各种矿质成分，构成了土壤的物质基础，逐步增强了土壤肥力，反过来，随着群落的进展演替，植物旺盛生长、生物量累积和凋落物返还和分解过程又不断地改善着土壤肥力。Yan et al (2015)的研究发现：在演替初期，土壤中的 N 元素含量较低，N 内稳性较高的马尾松更能适应环境而成为优势种；随着森林生态系统的演替，土壤中的 N 含量增高，喜 N 的阔叶物种将大量的 N、P 吸收并积累在其体内，造成土壤中 P 元素尤其是有效 P 的含量明显减少，P 内稳性较低的马尾松的优势度降低。本研究中，不同封育年限群落优势种的替代现象可能与各阶段优势种的资源利用特征和生态化学计量关系的分异有关，这种封山育林增进群落物种组成与土壤肥力（碳、氮、磷）的协同修复机理尚需深入研究。本研究还发现，随着群落的进展演替，土壤的 pH 显著降低，由演替初期的 7.51±0.29，降至演替后期的 6.45±0.27，这与群落进展演替过程中有机残体的分解作用有关。此种群落进展演替过程中土壤 pH 的显著降低可能影响土壤微生物群落的组成、结构和功能，进而影响演替后期群落的物种组成及多样性。

参考文献

BAO SD, 2000. Soil agro-chemistrical analysis[M]. Beijing: China Agricultural Press. [鲍士旦，2000. 土壤农化分析(第三版)[M]. 北京：中国农业出版社.]

DENG BY, MA YL, XU SD, et al., 2012. Dynamic changes and cause analysis of rocky desertificationin karst

areas of Mashan County in Guangxi[J]. Guangxi Forest Sci, 41(4): 365-369. [邓必玉，马一琳，许仕道，等，2012. 广西马山县岩溶土地石漠化动态变化情况及变化原因分析[J]. 广西林业科学，41(4)：365-369.]
DU H, PENG WX, SONG TQ, et al., 2013. Plant community characteristics and its coupling relationships with soil in depressions between karst hills, North Guangxi, China[J]. Chin J Plant Ecol, 37(3):197-208. [杜虎，彭晚霞，宋同清，等，2013. 桂北喀斯特峰丛洼地植物群落特征及其与土壤的耦合关系[J]. 植物生态学报，37(3)：197-208.]
HERRERA PAREDES S, LEBEIS SL, 2016. Giving back to the community: microbial mechanisms of plant–soil interactions[J]. Funct Ecol, 30(7): 1043-1052.
JIANG ZC, LIAN YQ, QIN XQ, 2014. Rocky desertification in Southwest China: impacts, causes, and restoration[J]. Earth-Sci Rev, 132: 1-12.
LI EX, 2002. The characteristics of eco-factors under different karst vegetations in the process of succession[D]. Guilin: Guangxi Normal University. [李恩香. 广西岩溶植被演替过程中主要生态因子的特征[D]. 桂林：广西师范大学，2002.]
LI R, Wang LJ, SHENG MY, et al., 2016. Plant species diversity and its relationship with soil properties in karst rocky desertification succession[J]. Research of Soil and Water Conservation, 23(5):111-119. [李瑞，王霖娇，盛茂银，等，2016. 喀斯特石漠化演替中植物多样性及其与土壤理化性质的关系[J]. 水土保持研究，23(5)：111-119.]
LI XK, SU CM, LV SH, et al., 2003. The spatial pattern of natural vegetation in the karst regions of Guangxi and the ecological signality for ecosystem rehabilitation and reconstruction[J]. J MT Sci, 2:129-139. [李先琨，苏宗明，吕仕洪，等，2003. 广西岩溶植被自然分布规律及对岩溶生态恢复重建的意义[J]. 山地学报，2：129-139.]
LI ZJ, 2011. Guangxi Forest[M]. Beijing: China Forestry Publishing House. [李治基，2011. 广西森林[M]. 北京：中国林业出版社.]
Liu CQ, Lang YC, Li SL, et al., 2009. Researches on biogeochemical processes and nutrient cycling in karstic ecological systems, Southwest China: A review[J]. Earth Sci Front, 16(6):1-12. [刘丛强，郎赟超，李思亮，等，2009. 喀斯特生态系统生物地球化学过程与物质循环研究：重要性、现状与趋势[J]. 地学前缘，16(6)：1-12.]
LIU YG, LIU CC, WEI YF, et al., 2011. Species composition and community structure at different vegetation successional stages in Puding, Guizhou Province, China[J]. Chinese J of Plant Ecol, 35(10): 1009-1018. [刘玉国，刘长成，魏雅芬，等，2011. 贵州省普定县不同植被演替阶段的物种组成与群落结构特征[J]. 植物生态学报，35(10)：1009-1018.]
PENG SL, 2003. Research and practice of restoration ecology in the tropics and subtropics[M]. Beijing: Science Press. [彭少麟，2003. 热带亚热带恢复生态学研究与实践[M]. 北京：科学出版社.]
PENG SL, ZHOU HC, GUO SC, et al., 1999. Studies on the changes in interspecific association of zonal vegetation in Dinghushan[J]. Acta Botanica Sinica, 11: 1239-1244. [彭少麟，周厚诚，郭少聪，等，1999. 鼎湖山地带性植被种间联结变化研究[J]. 植物学报，11：1239-1244.]
REVILLINI D, GEHRING CA, JOHNSON NC, 2016. The role of locally adapted mycorrhizas and rhizobacteria in plant–soil feedback systems[J]. Funct Ecol, 30(7): 1086-1098.
SHENG MY, LIU Y, XIONG KN, 2013. Response of soil physical-chemical properties to rocky desertification succession in South China Karst. Acta Ecol Sinica, 33(19): 6303-6313. [盛茂银，刘洋，熊康宁，2013. 中国南方喀斯特石漠化演替过程中土壤理化性质的响应[J]. 生态学报，33(19)：6303-6313.]
SHENG MY, XIONG KN, CHUI GY, et al., 2015. Plant diversity and soil physical-chemical properties in karst rocky desertification ecosystem of Guizhou, China[J]. Acta Ecol Sinica, 35(2):434-448. [盛茂银，熊康宁，崔高仰，等，2015. 贵州喀斯特石漠化地区植物多样性与土壤理化性质[J]. 生态学报，35(02)：434-448.]
SI B, YAO XH, REN HD, et al., 2009. Species diversity in the process of vegetation succession in the karst area in Eastern Yunnan[J]. J Southwest Univ (Nat Sci Ed), 31(1):132-139. [司彬，姚小华，任华东，等，2009. 滇东喀斯特植被恢复演替过程中物种多样性研究[J]. 西南大学学报(自然科学版)，31(1)：132-139.]
SONG TQ, PENG WX, ZENG FP, et al., 2008. Vegetation succession rule and regeneration stratigies in disturbed karst area, Northwest Guangxi[J]. J MT Sci, 26(5):597-604. [宋同清，彭晚霞，曾馥平，等，2008. 桂西北喀斯特人为干扰区植被的演替规律与更新策略[J]. 山地学报，26(5)：597-604.]
VAN DER PUTTEN WH, BARDGETT RD, BEVER JD, et al., 2013. Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges[J]. J Ecol, 101(2): 265-276.
WANG XP, GUO K, WEN YG, 2015. Guangxi Vegetation Records[M]. Beijing: Higher Education Press. [王献溥，郭柯，温远光，2015. 广西植被志要（上下）[M]. 北京：高等教育出版社.]
WEN PC, WANG LJ, SHENG MY, 2018. Characteristics of plant community and its relationships with soil physic-chemical properties in the rocky desertification ecosystem of karst plateau canyon, Southwest China[J]. J Sichuan Agric Univ, 2018, 36(2):175-184. [温培才，王霖娇，盛茂银，2018. 西南喀斯特高原峡谷石漠化生态系统植物群落特征及其与土壤理化性质的关系[J]. 四川农业大学学报，36(2)：175-184.]
WEN YG, LEI LQ, ZHU HG, et al., 2013. Community characteristics in a chronosequence of karst vegetation in Mashan County, Guangxi[J]. Acta Ecol Sin, 33(18): 5723-5730. [温远光，雷丽群，朱宏光，等，2013. 广西马山岩溶植被年龄序列的群落特征[J]. 生态学报，33(18)：5723-5730.]
WU P. Study on ecological stoichiometric characteristics of plant leaf-litter-soil in the progress of natural

restoration in Maolan karst forest[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry. [吴鹏，2017. 茂兰喀斯特森林自然恢复过程中植物叶片—凋落物—土壤生态化学计量特征研究[D]. 北京：中国林业科学研究院.]
XIAO Z, AN MT, YU LF, et al., 2014. Species diversity changes during vegetation restoration in Maolan karst[J]. South Chin Agric，(18):163-164. [肖志，安明态，喻理飞，等，2014. 茂兰喀斯特植被恢复过程物种多样性变化研究[J]. 南方农业，8(18)：163-164.]
YAN JH, LI K, PENG XJ, et al., 2015. The mechanism for exclusion of *Pinus massoniana* during the succession in subtropical forest ecosystems: light competition or stoichiometric homoeostasis?[J]. Sci Rep, 5:10994.
YU LF, ZHU JS, WEI LM, et al., 1998. Study on the natural restoration process of degraded Karst communities—Successional sere[J]. J MT Agr and Biol, 17(2):71-77+86. [喻理飞，朱守谦，魏鲁明，等，1998. 退化喀斯特群落自然恢复过程研究──自然恢复演替系列[J]. 山地农业生物学报，17(2)：71-77+86.]
YUAN DX, 2005. The development of modern karstology in China[J]. Bull Nat Nat Sci Found Chin，3: 139-141. [袁道先，2005. 现代岩溶学在我国的发展[J]. 中国科学基金，3：139-141.]
ZENG FP, PENG WX, SONG TQ, et al., 2007. Changes in vegetation after 22 years' natural restoration in the Karst disturbed area in northwestern Guangxi, China[J]. Acta Ecol Sin, 27(12): 5110-5119. [曾馥平，彭晚霞，宋同清，等，2007. 桂西北喀斯特人为干扰区植被自然恢复 22 年后群落特征[J]. 生态学报，27(12)：5110-5119.]
ZHANG W, ZHAO J, PAN FJ, et al., 2015. Changes in nitrogen and phosphorus limitation during secondary succession in a karst region in southwest China[J]. Plant Soil, 391: 77-91.
ZHOU GH, DAN XQ, BAI JH, 2015. A new understanding of the desertification problem under the new situation—based on the theory of ecological civilization of the XI Jinping[J]. Central South For Inventory Plan, 34(1): 59-64. [周光辉，但新球，白建华，2015. 新形势下石漠化问题的新认识——基于习近平同志的生态文明理论[J]. 中南林业调查规划，34(1)：59-64.]